

# Hérédité de l'Apomixie

## Contribution à l'étude de l'hérédité de l'apomixie sur *Panicum maximum* Jacq. (analyse des sacs embryonnaires)

Y. SAVIDAN

Centre ORSTOM d'Adiopodoumé  
B.P. 20 Abidjan (Côte d'Ivoire)

## RÉSUMÉ

L'hybridation entre une plante tétraploïde sexuée et un apomictique naturel donne une descendance où plantes sexuées et plantes apomictiques ségrègent dans le rapport 1 : 1., quel que soit le sens du croisement.

Le recroisement d'une plante sexuée hybride, par un apomictique, redonne le même type de ségrégation.

Il existe une grande variabilité pour le caractère sexualité, tant chez les apomictiques naturels que chez les apomictiques hybrides.

La technique cytologique utilisée pour l'étude des sacs embryonnaires est détaillée.

## ABSTRACT

The hybridization between a tetraploid sexual plant and a natural apomict one leads to an offspring in which sexual and asexual plants are segregating with a 1 : 1 ratio.

Back crossing a sexual hybrid with a male apomict gives again a similar result.

For the sexual rate there is a wide genetic variability in natural and hybrid apomict plants.

Details are given for the cytological technique which is used.

La descendance issue de graines, d'une variété de *Panicum maximum* apomictique, est constituée, pour 97 pour cent environ, de plantes phénotypiquement identiques à la plante mère, et de 3 pour cent de « hors-types » (WARMKE 1954, COMBES et PERNÈS 1970, PERNÈS *et al.* 1970, COMBES 1972, et tabl. I).

L'analyse des sacs embryonnaires réalisée par ces mêmes auteurs a montré qu'il existait, chez les variétés apomictiques, deux types de sacs, les uns à quatre noyaux : oosphère, syergides et un noyau polaire, les autres à huit noyaux du type *Polygonum* classique.

Les premières analyses, réalisées par COMBES sur

TABLEAU I

NOMBRE ET POURCENTAGE DE HORS-TYPES DANS LES DESCENDANCES D'APOMICTIQUES NATURELS DE *PANICUM MAXIMUM* JACQ.

| Ensemble de toutes les descendance observées | Total des plantes observées | Nombre de plantes exceptionnelles | Hors-types H.T. (%) |
|--|-----------------------------|-----------------------------------|---------------------|
| WARMKE (1954)                                | 3 574                       | 107                               | 2,99                |
| PERNÈS-COMBES (1970)                         | 2 100                       | 59                                | 2,81                |

les variétés sexuées issues des prospections ORSTOM de 1967 et 1969 en Afrique de l'Est, ont révélé l'existence d'un seul type de sac, à 8 noyaux (COMBES et PERNÈS 1970, COMBES 1972).

La formation des deux types de sacs embryonnaires est schématisée dans la figure 1.

L'essentiel de la variabilité dont on dispose pour l'amélioration génétique du *Panicum* se situe au niveau des tétraploïdes apomictiques. Le brassage de génotypes fixés par l'apomixie peut se faire au moyen d'intermédiaires sexués, issus d'hybrides sexué x apomictique. Les caractères agronomiques sélectionnés, regroupés dans un hybride sexué, il est ensuite intéressant de pouvoir fixer ce nouveau génotype par l'apomixie, ce qui suppose possible un retour au type apomictique classique à 3% de hors-types.

Un schéma général d'amélioration génétique du *Panicum maximum* est proposé par PERNÈS *et al.*, (1973). Certaines options de son utilisation pratique supposent que soient connues les règles de l'hérédité des deux modes de reproduction.

Le premier croisement réalisé, entre un tétraploïde sexué, variété K189T, et un apomictique, variété G23,

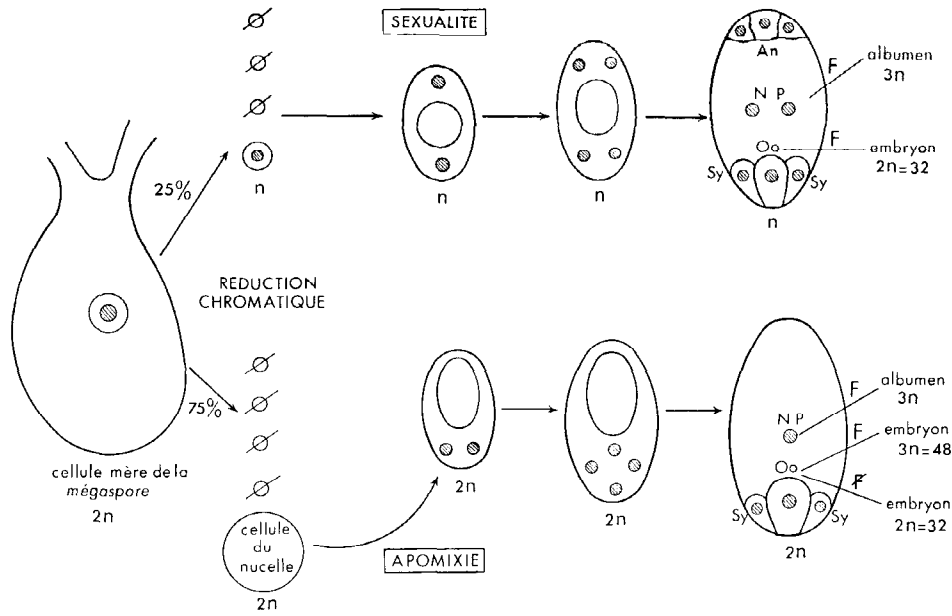


Fig. 1. — Apomixie facultative

a donné deux types de descendants (J. PERNÈS, *et al.* 1972) : des hybrides sexués P1 et P2) et des hybrides apomictiques (P3, P4 et P6). Ces derniers ont un taux de hors-types (H.T. = % de hors-types dans les descendance) très supérieur a celui du parent naturel G23 (Tabl. II).

TABLEAU II  
TAUX DE HORS-TYPES DES DESCENDANCES  
AUTOFÉCONDÉES DES HYBRIDES  
(K 189.T × G 23) P APOMICTIQUES

| Nomenclature               | Nombre de plantes total | Nombre de plantes H.T. | H.T. (%) |
|----------------------------|-------------------------|------------------------|----------|
| (K 189.T × G 23)<br>(P3) × | 140                     | 41                     | 29,3     |
| (K 189.T × G 23)<br>(P4) × | 150                     | 37                     | 24,7     |
| (K 189.T × G 23)<br>(P6) × | 205                     | 76                     | 37,1     |
| Σ                          | 495                     | 154                    | 31,1     |

L'analyse des règles de l'héritabilité des deux modes de reproduction nécessitait que puissent être analysées des descendance d'effectifs plus importants, le facteur jusqu'ici limitant étant la technique cytologique utilisée pour différencier les deux types de sacs embryonnaires.

## 1. MISE AU POINT TECHNIQUE

### 1.1. COMPARAISON DE TROIS MÉTHODES

D. COMBES (1970, 1972), utilisant la classique inclusion dans la paraffine, coupe au microtome et coloration à l'hématoxyline, différencie les deux types de sacs embryonnaires sur le critère présence ou absence d'antipodes. Sa technique a l'avantage de laisser les structures en place, mais les noyaux polaires sont souvent éliminés par la coupe.

L'équipe de HARLAN et DE WET (1964) utilise une technique d'écrasement (BRADLEY, 1948) qui, modifiée par D'CRUZ et REDDY (1967, 1971) semble avoir donné de bons résultats chez *Panicum*. Cette technique est beaucoup plus rapide que la précédente, donnant un très bon contraste entre noyaux et cytoplasme, mais les structures ne sont pas conservées en place et le sac embryonnaire est souvent endommagé.

Une technique plus récente, proposée par HERR (1971) utilise le contraste de phase. Elle n'a été utilisée par l'auteur que sur deux plantes, une légumineuse et une Onagracée.

C'est de beaucoup la technique la plus rapide. Elle n'altère pas les structures (ni coupe, ni écrasement), noyaux polaires et antipodes sont toujours parfaitement visibles.

### 1.2. NOUVELLE TECHNIQUE POUR L'OBSERVATION DES SACS EMBRYONNAIRES

La technique de HERR (1971), avec quelques légères modifications, est la suivante :

a) Les épillets prélevés le matin, stigmates apparents sont placés 24 heures pour fixation, dans un mélange Navaschin, acide propionique, éthanol à 50% (5 : 5 : 90, en volumes). Le Navaschin utilisé est lui-même un mélange 1 : 1 des deux solutions suivantes :

|              |                         |  |
|--------------|-------------------------|--|
| — Solution A | anhydride chromique 1 g |  |
|              | acide acétique 7 cc     |  |
|              | eau distillée 92 cc     |  |
| — Solution B | formoldehyde 40% 30 cc  |  |
|              | eau distillée 70 cc     |  |

b) Les épillets sont ensuite conservés dans de l'éthanol à 70° pendant 24 heures minimum. Cette conservation peut être assurée, au froid, pendant plusieurs mois.

c) Les épillets sont enfin placés, pendant 24 heures minimum, dans un mélange éclaircissant dont la composition est la suivante :

|                    |
|--------------------|
| acide lactique 35% |
| hydrate de chloral |
| phénol             |
| eugénol            |
| xylène             |

en proportions 2 : 2 : 2 : 2 : 1 (en poids). Une conservation au froid, dans ce mélange est possible pendant plusieurs jours.

d) Deux lamelles - support, espacées de 1,5 cm environ sont fixées sur la lame au moyen de baume du Canada, et séchées, à l'étuve à 50°C, pendant un minimum de trois jours.

Une goutte de mélange éclaircissant est placée entre les deux lamelles, et on y dépose de 20 à 30 ovaires. Une troisième lamelle couvre-objet est ensuite placée sur les deux précédentes qui évitent tout écrasement. En déplaçant légèrement la lamelle couvre-objet, on modifie l'orientation de l'ovaire, ce qui permet une observation dans tous les plans.

## 2. PREMIERS RÉSULTATS

### 2.1. LES APOMICTIQUES NATURELS

Les apomictiques naturels de la collection d'Adiopodoumé montrent une grande variabilité pour leur taux de sacs sexués (tabl. III). Celle-ci pourrait reposer la question de la liaison entre sacs embryonnaires et taux de hors-types (COMBES, 1972), certains de ceux-ci étant supérieures au taux de sacs uniques sexués. C'est le cas par exemple, de la variété G3.

### 2.2. DESCENDANCE K189.T × G3

28 plantes issues du croisement K189.T sexué par G3 apomictique ont été analysées pour leurs sacs embryonnaires, 14 d'entre elles n'ont que des sacs sexués à 8 noyaux. Les autres possèdent des sacs apo-

TABLEAU III

TAUX D'OVAIRES A SAC EMBRYONNAIRE UNIQUE, SEXUÉ (S) CHEZ LES APOMICTIQUES NATURELS

| Variétés           | Auteurs | Nombres d'ovaires | S%   |
|--------------------|---------|-------------------|------|
| Common guinea      | WARMKE  | 111               | 27,9 |
| Common guinea      | COMBES  | 40                | 25,0 |
| Common guinea      | SAVIDAN | 155               | 22,6 |
| Gramalote          | WARMKE  | 57                | 0    |
| G3                 | SAVIDAN | 119               | 0,8  |
| G23                | SAVIDAN | 133               | 4,5  |
| K85                | COMBES  | 16                | 12,5 |
| K76                | SAVIDAN | 123               | 12,2 |
| K77                | SAVIDAN | 145               | 7,6  |
| K133               | SAVIDAN | 119               | 3,4  |
| P. infestum K83    | SAVIDAN | 116               | 2,6  |
| K211               | SAVIDAN | 112               | 1,8  |
| G41                | SAVIDAN | 76                | 26,3 |
| T117               | SAVIDAN | 116               | 5,2  |
| T7                 | SAVIDAN | 112               | 0,9  |
| T18                | SAVIDAN | 70                | 15,7 |
| 280                | SAVIDAN | 88                | 14,8 |
| K4                 | SAVIDAN | 110               | 4,5  |
| K26                | SAVIDAN | 103               | 1,9  |
| Moyenne 6 variétés | JAVIER  | 387               | 36,2 |

mictiques et des sacs sexués. Sur 224 ovules analysés, 52 sont du type à sac unique sexué, ce qui pour les 14 plantes apomictiques de cette famille, donne un S moyen de 23,2%.

### 2.3. DESCENDANCE (K189.T × G23) P2 × 57

74 plantes issues du croisement de l'hybride sexué P2 par la variété apomictique 57 (très peu différente de G3) ont été analysées. 34 n'ont que des sacs embryonnaires sexués. Le rapport plantes sexuées : plantes apomictiques n'est pas significativement différent de 1 : 1.

Pour les 40 plantes hybrides à reproduction apomictique, 744 ovules ont été observés, dont 124 sont du type à sac unique sexué. Le S moyen de la famille est donc de 16,7%.

### 2.4. DESCENDANCE APOMICTIQUE × SEXUÉ

Parmi les apomictiques, certaines plantes de type C — descendant vraisemblablement d'hybrides interspécifiques *P. maximum* × *P. infestum* (pour augmentation, voir COMBES, 1972) — donnent des descendance à haut taux de hors-types (H.T. variant de 4 à plus de 40%). T19, 36,5 semble de ce point de vue la plante donnant la descendance la plus variable, et elle a été utilisée comme parent femelle dans des croisements apomictique × sexué (4 variétés utilisées comme parent mâle : K189.T, P2, T35.T et S2.T.)

TABLEAU IV  
TAUX DE HORS-TYPES DES DESCENDANCES  
(T19 36,5 × sexuée)

| Parent sexué<br>= | Types C<br>(parentaux) | Hors-types |          | Total<br>H.T. | Total | H.T.<br>(%) |
|-------------------|------------------------|------------|----------|---------------|-------|-------------|
|                   |                        | Types C    | Hybrides |               |       |             |
| K189.T            | 11                     | 3          | 11       | 14            | 25    | 56,0        |
| P2                | 13                     | 11         | 15       | 26            | 39    | 66,7        |
| T35.T             | 11                     | 7          | 7        | 14            | 25    | 56,0        |
| S2T               | 11                     | 6          | 8        | 14            | 25    | 56,0        |
| Σ                 | 46                     | 27         | 41       | 68            | 114   |             |
| %                 | 40,4                   | 23,7       | 36,0     | 59,6          | —     | —           |

D'après leur phénotype, les plantes F1 peuvent être classées en trois catégories : type C parental, hors-type de type C et hors-types hybrides (tabl. IV).

L'analyse de la méiose a pu être effectuée sur 81 plantes, parmi les 114 du tableau IV, dont 35 seulement sont de phénotype hors-type. Ceux-ci compren-

nent 7 hexaploïdes ( $2n = 48$ ) et 3 dihaploïdes ( $2n = 16$ ). Le pourcentage de sexualité ( $\alpha$  : taux de hors-types issus de reproduction sexuée à  $2n = 32$ ) calculé sur cet échantillon est de 30,9%.

Le taux de sacs sexués a été mesuré chez 12 plantes de phénotype hybride (tabl. V).

TABLEAU V  
SACS EMBRYONNAIRES DES HYBRIDES  
(T19 36,5 × sexué) ×

|                     | 2n | Nombre d'ovules<br>apomictiques | Nombre d'ovules<br>sexués | Total | S %  |
|---------------------|----|---------------------------------|---------------------------|-------|------|
| (T19 × P2) 1,2      | 32 | 0                               | 89                        | 89    | 100  |
| (T19 × P2) 1,4      | 32 | 9                               | 26                        | 35    | 74,3 |
| (T19 × P2) 1,7      | 48 | 8                               | 21                        | 29    | 72,4 |
| (T19 × P2) 1,10     | 32 | 0                               | 28                        | 28    | 100  |
| (T19 × P2) 2,4      | 32 | 10                              | 52                        | 62    | 83,9 |
| (T19 × P2) 3,3      | 32 | 13                              | 7                         | 20    | 35,0 |
| (T19 × P2) 3,7      | 32 | 0                               | 25                        | 25    | 100  |
| (T19 × P2) 4,1      | 32 | 0                               | 20                        | 20    | 100  |
| (T19 × T35.T) 3,1   | 48 | 1                               | 29                        | 30    | 96,7 |
| (T19 × T35.T) 5,1   | 32 | 6                               | 17                        | 23    | 73,9 |
| (T19 × K189.T) 9,4  | 32 | 0                               | 62                        | 62    | 100  |
| (T19 × K189.T) 10,7 | 32 | 0                               | 26                        | 26    | 100  |
| PARENT APO          | 32 | 62                              | 213                       | 275   | 77,5 |

### 3. INTERPRÉTATIONS ET CONCLUSIONS

Le caractère présence ou absence d'apomixie est probablement à déterminisme simple, sans doute oligogénique.

Si l'on propose un modèle où les tétraploïdes sexués de départ, issus du doublement artificiel de diploïde sexués homozygotes pour ce caractère, sont aaaa, les ségrégations 1 : 1 observées tant dans les croisements

SEX × APO qu'APO × SEX, imposent que les apomictiques soient Aaaa.

Cette hypothèse a pour conséquence que l'autofécondation des hybrides sexués ne doit donner que des plantes sexuées.

Elle a aussi pour conséquence la possibilité d'obtenir un retour à la sexualité en croisant deux apomictiques. Nous pouvons pour vérifier ce fait, utiliser le parent T19 36,5 déjà cité comme parent femelle.

Le caractère taux de sacs embryonnaires sexués

chez les apomictiques est à déterminer complexe. Il existe une variation naturelle (COMBES, 1972), principalement chez les types C. Les taux de sacs sexués des hybrides mentionnés dans le texte varient eux mêmes de 16 à 97%. Les recroisements successifs de ces hybrides par une variété apomictique naturelle entraînent une chute rapide de ce taux. Des croisements systématiques entre plantes sexuées et apomictiques à taux de sacs sexués différents devraient permettre de préciser les règles de l'héritabilité de ce caractère.

#### BIBLIOGRAPHIE

- BRADLEY (M.V.) - 1948 - An acetocarmine squash technique for mature embryo sacs. *Stain Techn.*, 23 : 29-40.
- COMBES (D.) - 1970 - Essai d'analyse de la variabilité des populations diploïdes du *Panicum maximum* Jacq. en Afrique de l'Est. Rapport ORSTOM *multigr.*
- COMBES (D.) et PERNÈS (J.) - 1970 - Variations dans les nombres chromosomiques du *Panicum maximum* Jacq. en relation avec le mode de reproduction. *C.R. Acad. Sci. Paris*, t. 270 : 782-785.
- COMBES (D.) - 1972 - Polymorphisme et modes de reproduction dans la section des maximæ du genre *Panicum* (Graminées) en Afrique. Thèse Doct. d'état. Univ. Paris sud. *Mémoires ORSTOM* n° 77.
- D'CRUZ (R.), REDDY (P.S.) - 1967 - A modified Bradley's squash technique for studying embryo sacs in Gramineae. *Stain Tech.*, 42 : 237-240.
- D'CRUZ (R.), REDDY (P.S.) - 1971 - Inheritance of apomixis in *Dichantium*. *Ind. J. Gen. Pl. Breed.*, 451-460.
- HARLAN (J.R.), *and al.* - 1964 - Nature and inheritance of apomixis in *Bothriochloa* and *Dichantium*. *Bot. Gaz.*, 125 : 41-46.
- HERR (J.M.) - 1971 - A new clearing - Squash technique for the study of ovule development in Angiosperms. *Amer. J. Bot.*, 58 : 785-790.
- PERNÈS (J.), COMBES (D.), RÉNÉ-CHAUME (R.) - Différenciation des populations naturelles du *Panicum maximum* Jacq. en Côte d'Ivoire par acquisition de modifications transmissibles, les unes par graines apomictiques, d'autres par multiplication végétative. *C.R. Acad. Sci. Paris*, t. 270, p. 1992-1995.
- PERNÈS (J.), COMBES (D.), RÉNÉ-CHAUME (R.) - 1972 - Données préliminaires concernant la génétique des formes sexuées du *Panicum maximum* Jacq. Rapport ORSTOM *multigr.*
- PERNÈS (J.), RÉNÉ-CHAUME (R.), RÉNÉ (J.), SAVIDAN (Y.) - 1973 - Schéma d'amélioration génétique des complexes agamiques du type *Panicum*. Rapport ORSTOM *multigr.*
- WARMKE (H.E.) - 1954 - Apomixis in *Panicum maximum* *Amer. J. Bot.*, 41, 5-11.